

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Heft 3/4

Jahrgang 10

1959

*Hans Freiherrn Geyr v. Schweppenburg,
der vor 46 Jahren als erster Ornithologe in die zentrale Sahara vordrang,
zum 75. Geburtstag gewidmet.*

Die Rolle der Auslese durch Feinde bei Wüstenvögeln

Von

G. NIETHAMMER, Bonn

(Mit 1 Abbildung)

Es ist eines der auffallendsten Phänomene in der Wüste, daß die endemischen Bodentiere genauso wie ihre Umgebung gefärbt und deshalb nicht zu sehen sind; nicht nur vom menschlichen Auge, sondern auch von dem besseren eines Raubvogels. So legte Meinertzhagen (1951) tote Wüstenlerchen (*Ammomanes deserti*) mit dem Rücken nach oben auf Felsen ihres Wohngebietes und beobachtete zwei Weißen, die über die Lerchen hinwegflogen, ohne sie zu bemerken. Als er die Lerchen aber auf gelben Sand legte, wo sie weithin ins Auge fielen, wurden sie von der ersten vorüberstreichenden Weiße sofort wahrgenommen.

Beim Versuch, die Entstehung der Farbanpassung bei Wüstentieren zu erklären, denkt man daher sogleich an Selektion durch Feinde.

Allerdings: Wüstenfarbigkeit ist nicht immer primär eine Schutztracht, sondern oft primär physiologisch bedingt durch die Wirkung trockener Hitze auf die Pigmentierung (Buxton, Görnitz, Heim de Balsac, Bodenheimer). So sind eine Reihe von Säugetieren und Vögeln Südwest-Afrikas im regenarmen Westen (Namib) durch hellere Formen vertreten als im regenreicheren Osten. Eine solche Aufhellung bewirkt in bestimmten Teilen der Namib eine mehr oder weniger wüstenfarbige Einheitstracht, die etwa dem Farbton des Namib-Verwitterungsschuttes entspricht. Nach Hoesch (1956) greifen die Analogien in der Reaktion auf die spezifischen klimatischen Verhältnisse dieses Gebietes sogar auf kleine sukkulente Steinpflanzen der Gattung *Lithops* über, bei denen er auch eine Farbangleichung an den Untergrund zu erkennen glaubte.

Anders ist es bei zahlreichen Wüstentieren, deren Färbung von Population zu Population variiert und jeweils den wechselnden Tönungen des Bodenkolorits aufs genaueste entspricht. Oft beherbergen benachbarte,

aber sehr unterschiedlich gefärbte Hügel oder Flächen in der Wüste entsprechend ihrer Bodenfärbung auch ganz verschiedenfarbige „Lokalrassen“¹⁾ ein und derselben Mäuse- oder Lerchenart, obwohl alle klimatischen und sonstigen ökologischen Faktoren mit alleiniger Ausnahme der Bodenfärbung identisch sind (viele Beispiele hierfür bei Hoesch, Blossom & Dice für Säugetiere, bei Meinertzhagen und Niethammer für Lerchen). Diese Tiere bekunden allesamt insofern das gleiche Verhalten, als sie sich streng an ihren adäquat gefärbten Untergrund halten und jeden Ausflug auf anders gefärbte Böden meiden. Paradebeispiele für solche Wüstentiere liefern viele Heuschrecken wie etwa die meisten Acrididae, Geckos der Gattung *Rhoptropus* (Mertens), Mäuse wie *Aethomys namaquensis* und *Petromyscus collinus*, Lerchen der Gattung *Ammomanes* usw.

Nicht allein die vollendete Farbübereinstimmung dieser Tiere mit ihrer Umgebung, sondern mehr noch ihr Verhalten, das ein offensichtliches Bestreben verrät, niemals auf anderes Terrain zu wechseln als solches, dessen Kolorit mit ihrer eigenen Färbung ganz übereinstimmt, verrät die Bedeutung dieser Farbanpassung als die einer Schutztracht.

Hieraus ergibt sich die Folgerung, daß in diesen Fällen die Auslese durch Feinde für das Zustandekommen der Farbanpassung verantwortlich ist. Mehr hierüber ist uns völlig unbekannt, weil wir nichts Näheres über die Ahnen der heutigen Wüstentiere und ihre damaligen Feinde wissen.

Inwieweit noch heute eine ständige Auslese durch Feinde betrieben wird, ist ungeklärt. Es kann uns hierüber auch kein Laboratoriumsversuch, sondern nur die Beobachtung in der Wüste Auskunft geben. Es finden sich aber weder in einschlägigen Büchern (z. B. Cott) noch in Spezialarbeiten über evolutionistische Fragen genaue Angaben über das Verhältnis dieser „Schutztrachtler“ zu ihren potentiellen Feinden, sondern höchstens allgemeine Vermutungen wie etwa bei Benson (1933), der allein eine natürliche Auslese durch Feinde für die Schutztracht verantwortlich macht, oder McAtee (1934), der einer solchen Auslese jede Bedeutung abspricht. Auch Dice & Blossom (1937), die sich so gründlich mit dem Studium der Färbung von Wüstensäugern in Nordamerika befaßt haben, sind ganz unsicher bei der Behandlung unserer Frage: "It seems highly probable, that natural selection has been an important factor in the production of the local races of the desert regions . . . Natural selection by some agency other than predators is a possibility, but no plausible hypothesis for the occurrence of such a type of selection has yet been presented."

Lediglich zwei Kenner der Wüste haben das Problem jüngst zur Diskussion gestellt: Meinertzhagen hielt 1950 in Uppsala einen Vortrag über "desert coloration" und wirft in einem gleichlautenden Kapitel der

¹⁾ deren spezielle Färbung, wie schon Sumner (1925) an Wüstenmäusen nachgewiesen hat, durchaus erblich ist.

"Birds of Arabia" (1954) die Frage auf, ob Wüstenvögel aus ihrer Wüstenfarbe wirklich Vorteil vor Feinden ziehen. Er verneint die Frage, weil er niemals in der Wüste einen Sperber oder Falken auf Lerchen jagen sah.²⁾

Ähnlich urteilt Hoesch (1956, p. 81) bezüglich der Feinde von Wüsten-Kleinsäugern. Er hält die Zahl potentieller Feinde in der Namib-Wüste für viel zu gering, als daß sie durch eine wirksame Auslese unangepaßter Varianten für die Entwicklung einer Schutztracht verantwortlich gemacht werden könnten.

Auch Heim de Balsac (1936) nennt die Zahl potentieller Feinde in der Nord-Sahara sowohl an Arten wie an Individuen sehr klein.

Ich selbst schrieb 1940, daß ich keinen Fall beobachtet hätte, „in dem eine Lerche die Beute eines Raubtieres wurde“. Ich habe auch später niemals eine solche Beobachtung gemacht, glaube aber heute dennoch, daß dies nicht zu dem Schluß berechtigt, Wüstenvögel und -säuger bedürften keines Sichtschutzes gegen Feinde mehr. Meine Ansicht beruht auf Beobachtungen und Überlegungen, die der Diskussion folgender Frage zugrunde liegen:

1. Werden farbangepaßte Wüstenvögel von Raubvögeln gefressen?

Darüber existieren auffallend wenige Beobachtungen. Baron Geyr berichtet (mdl.), daß im Tassili-Gebirge (zentrale Sahara) ein Wanderfalke (*Falco peregrinus pelegrioides*) sich auf einen Trupp Flughühner (*Pterocles lichtensteini*) stürzte, als diese von ihm aufgejagt worden waren. Auch nach Heim de Balsac (1924) und Meinertzhagen (1954) jagen Wanderfalken und Lanner sehr gern Steppenhühner. Hartert (1915) fand im Magen eines Lannerfalken in Nordafrika eine Kurzzehenlerche (*Calandrella brachydactyla*). Jany sammelte Lanner-Rupfungen des Rennvogels *Cursorius cursor* in der Wüste von Wau-en-Namus. Nach Bent fand Merriam (1891) im Magen eines nordamerikanischen Präriefalken *Falco mexicanus* eine Ohrenlerche (*Eremophila*). Dieser dem Lanner ähnliche Neuweltfalke jagt gern Wachteln und Meadowlarks (*Sturnella neglecta*).

Daß Lerchen von Raubvögeln geschätzt werden, geht aus Utten-dörfers Zusammenstellung der Rupfungsfunde hervor. Er führt 9148 Lerchen als Beute von Raubvögeln und Eulen an, davon 8615 Feldlerchen, 412 Heidelerchen, 119 Haubenlerchen, 1 Stummel- und 1 Kalanderlerche.

Die Familie der Trappen liefert eine andere Gruppe gut farbangepaßter Vögel, so in der südwestafrikanischen Namibwüste *Eupodotis rüppellii* und *Eu. vigorsii*. In dieser Wüste ist ein häufiger Raubvogel der Singhabicht *Melierax musicus*. Meinertzhagen (1959) beobachtete, wie

²⁾ Den gleichen Einwand brachte schon Eimer 1897 gegen die Annahme einer Selektion bei Schmetterlingen vor: „Aber wer hat denn überhaupt je Vögel in solchem Maße Schmetterlinge verfolgen sehen, daß dadurch eine schützende Um-bildung durch Auslese erzielt werden könnte?“

eine kleine Trappe in SW-Afrika unter einem Busch Schutz suchte, dort hin vom Singhabicht (die letzte Strecke zu Fuß) verfolgt und überwältigt wurde. Da sich dies bei Windhuk abspielte, kann es sich nicht um die oben erwähnten Wüstrappen gehandelt haben, doch ist aus Meinertzhagens Beobachtung der Schluß durchaus zulässig, daß deren extreme Schutzfärbung lebensnotwendig ist, um in der deckungslosen Wüste bestehen zu können.

2. Werden farbangepaßte Wüstensäugetiere von Raubvögeln geschlagen?

Ohne Zweifel, und wohl mehr als Vögel, infolge ihrer nächtlichen Lebensweise, da sie hierdurch vor allem den (auch mit der Nase jagenden) Raubtieren und den (auch mit dem Gehör jagenden) Eulen ausgeliefert sind. Hierfür ein Beispiel aus eigener Erfahrung: Die Gewölle einer Schleiereule aus dem Sossus-Vley mitten in der Namib-Wüste (1959 gesammelt) enthielten Reste von über 300 Wüstenmäusen der Gattung *Gerbillus* (und einige *Desmodillus*), deren Färbung ganz dem rötlichen Sand entspricht. Im Hoggar-Gebirge beobachteten wir im Januar 1954 bei Tage einen *Bubo ascalaphus* bei der Jagd auf felsbewohnende Gundis. Auch der Wüstenuhu jagt mit Vorliebe Wüstenmäuse, wie etwa Gerbillen, ferner (nach v. Erlanger 1898) Springmäuse und Hasen.

Die Wüstenhasen der Sahara sind vollendet farbangepaßt und sitzen bei Tage bewegungslos in der Sasse, so daß sie dann einen optimalen Sichtschutz genießen. Dennoch fand Heim de Balsac (1936) in der Nord-sahara am Horst des Steinadlers (*Aquila chrysaetos*) zahlreiche Hasenreste und beobachtete sogar am Vormittag, wenn die Hasen schon reglos im Lager zu sitzen pflegen, wie ein Adler einen Hasen zu Horste trug. In Gewölle von Eulen fand auch Heim de Balsac viele Schädel von Wüstensäugern der Gattungen *Meriones*, *Psammomys*, *Gerbillus* und *Elephantulus*.

Tabelle 1: Das Zahlenverhältnis von Feind- zu Beutevogel in der Wüste (Sahara oben, Namib/SW-Afrika unten)

Die Zahlen der Raubvögel sind genau, die der Beutevogel aus täglichen Zählungen geschätzt und abgerundet. Da für Bodenvögel die Linientaxierung angewandt wurde, die Raubvögel aber nicht nur auf einer Linie, sondern im weiten Feld jagen, entspricht dies Verhältnis nicht dem tatsächlichen, bei dem die Zahl der Bodenvögel wesentlich (um ein vielfaches) größer sein dürfte. Für die häufigeren Feindvögel gelten die Abkürzungen: Bu = *Buteo rufinus cirtensis*, Fb = *Falco biarmicus erlangeri*, Fp = *Falco peregrinus pelegrioides*, Ft = *Falco tinnunculus*, Me = *Melierax musicus*, Ty = *Tyto alba*; für die häufigeren Beutevögel: Ac = *Ammomanes cinctura*, Ad = *Ammomanes deserti*, Al = *Alaemon alaudipes*, Buc = *Bucanetes githagineus*, Ca = *Calandrella cinerea*, Co = *Columba livia*, Em = *Emberiza striolata*, Ll = Lerchen verschiedener Arten, Oe = *Oenanthe leucopyga*, Ra = *Ramphocorys clot-bey*, Ri = *Riparia obsoleta*, Vv. = Vögel verschiedener Arten.

Datum	Ort	auf der Strecke von km	Feindvögel	Beutevögel	Verhältnis	
					Raubvogel/ Beutevogel	Lannerfalke/ Beutevogel
28.11.53	nördlich Ghardaia/Sahara	200	2 Bu, 1 Fb 1 <i>Circaetus</i>	95 Ll, 5 Oe	4 : 100	1 : 100
2.12.53	südl. Ghardaia	120	1 Fb	70 Ll (Ad,Ra,Al) 10 Oe	1 : 80	1 : 80
3.12.53	Hassi Fahl — El Golea	200	—	80 Ll u. Oe	0 : 80	0 : 80
11.12.53	südl. El Golea	450	1 Fb	60 Ll u. Buc	1 : 60	1 : 60
14.12.53	südl. In Salah	170	1 Fb (?)	1 Oe, 1 <i>Sylvia nana</i>	1 : 2	1 : 2
15.12.53	südl. In Salah	86	1 Ft	50 Ll (Ad), 20 Vv	1 : 70	0 : 70
16. bis 21.12.53	Arak — Taman- rasset	175	3 Bu, 1 Ft, 1 Fb	150 Ll (Ad, Ac), Buc, Oe, Ri	5 : 150	1 : 150
26.12.53	Ahaggar-Gebirge	30	1 Fp	60 Ll, Oe, Co	1 : 60	0 : 60
27.12.53	Ahaggar-Gebirge	30	1 Fp, 1 Bu	50 Ll u. Vv	2 : 50	0 : 50
28.12.53	Ahaggar-Gebirge	30	1 Ft, 3 Bu	70 Ll u. Vv	4 : 70	0 : 70
29.12.53	Ahaggar-Gebirge	30	12 Ft, 4-6 Bu	200 Ll u. Vv	18 : 200	0 : 200
31.12.53	Ahaggar-Gebirge	30	1 Ty 10 Bu, 1 Ft 5 <i>Circus spec.</i>	300 Ll, Vv (<i>Co- turnix</i>) <i>Anthus campestris</i>	16 : 300	0 : 300
1. 1.54	Ahaggar-Gebirge	30	5 Ft, 11 Bu	300 Ad, Oe, Co, Vv	16 : 300	0 : 300
2. 1.54	Ahaggar-Gebirge	30	10 Ft, 2 Bu	300 Ad u. Vv	12 : 300	0 : 300
3. 1.54	Ahaggar-Gebirge	30	5 Ft, 1 Bu	150 Vv	6 : 150	0 : 150
5. 1.54	Ahaggar-Gebirge	30	12 Ft, 1 Bu	200 Ad, Oe u. Vv	13 : 200	0 : 200
12. 1.54	Ahaggar-Gebirge	0	1 Bubo, 1 Fb	200 Ad u. Vv	2 : 200	1 : 200
16. bis 20. 1.54	Ahaggar-Gebirge	200	10 Ft, 1 Fb, 6 Bu	1000 Ad, Oe, Co; ferner Buc, Em u. Vv	20 : 1000	1 : 1000
27. 1.54	In Guezzam	0	1 Ft, 1 Bu	10 Ll	2 : 10	0 : 10
29. 1.54	Südrand Sahara	150	1 Fb, 1 <i>Circus</i> , 1 <i>Falco con- color</i> , 1 <i>Ela- nus</i> , 1 <i>Aquila</i>	1000 Vv	5 : 1000	1 : 1000
		1821	130 Feind- vögel	4382 Beutevögel	130:4382	8 : 4382
17. bis 19. 2.59	Sossus-Vley / Namib	0	1 Fb, 2 Ft rup., 1 Ty, 2 <i>Bubo afr.</i> 1 Me, 1 Raubvogel	10 <i>Cercomela</i> , 10 <i>Prinia flav.</i> , 15 Vv	8 : 35	2 : 30
27. 2.59	Tsondab-Vley / Namib	0	1 Me, 2 Fb	60 <i>Philetairus</i> , 50 Vv	3 : 110	3 : 110

11 145 11 : 145 5 : 145

Insgesamt: 141 Feind- 4527 Beutevögel 141 : 4527
vögel

Tabelle 1

3. Sind überhaupt potentielle Feinde in der Wüste vorhanden und ist ihre Zahl groß genug, um eine wirksame Auslese zu garantieren?

Diese Frage wird — wenigstens ihr zweiter Teil — von manchen Zoologen, nicht nur von Hoesch (s. o.) verneint. Sie ist aber bis heute niemals auf Grund exakter Beobachtungen und zahlenmäßiger Angaben geprüft worden. Was Vögel betrifft, habe ich mich bemüht, solches Material zu sammeln:

a) Vögel: Ich habe auf je 2 Reisen durch die Sahara und durch die Namib alle beobachteten Raubvögel gezählt und notiert und auch alle übrigen beobachteten Vögel durch Schätzung zahlenmäßig zu erfassen gesucht. Diese Methode liefert aber eine Verhältniszahl, die weitgehend vom Zufall abhängig ist. So habe ich schon Tage erlebt oder große Wüstenstrecken durchmessen und als einzigen Vogel gerade einen Raubvogel gesehen: Am 4. 1. 1939 in der Namib zwischen Aus und Lüderitzbucht nur 1 *Falco rupicoloides*. — Am 24. und 25. 1. 1954 in der südlichen Sahara auf 350 km nur 1 *Falco spec.* — Oder das Verhältnis ist stark zugunsten Raubvogel verfälscht, wie etwa am 27. 12. 1958 in der Sahara südlich Reggan, wo ich auf 250 km 1 *Falco biarmicus* und 4 Lerchen (*Alaemon alaudipes*) sah.

Andererseits habe ich z. B. an den folgenden Tagen im ganzen Tanezrouft bis zur Südgrenze der Sahara (fast 200 km) keinen einzigen Raubvogel, jedoch viele Lerchen (*Anmmomanes deserti*, *cinctura*, *Alaemon*) beobachtet. Der Zufall hat um so mehr seine Hand im Spiele, je schneller man die Wüste durchmißt. Im Dezember 1958 bin ich in nur 5 Tagen durch die Sahara gefahren, 1953/54 brauchte ich 2 Monate. Ich habe daher in der Tabelle 1 nur meine genaueren Aufzeichnungen von 1953/54 aus der Sahara notiert, und aus der Wüste Namib diejenigen vom Sossus- und Tsondab-Vley 1959, wo ich vom Lagerplatz aus zählte.

Im übrigen gelten die in der Unterschrift zu Tabelle 1 angemerkten Einschränkungen meiner Zählung (Linientaxierung) hinsichtlich der Verhältniszahl, die in Wirklichkeit weit mehr zugunsten der Bodenvögel verschoben ist.

Der Lannerfalke (*Falco biarmicus*) in der Sahara

Anzahl, Nahrung, Streifzüge: Die Zahlen der Tabelle geben natürlich nur einen rohen Anhalt. Die Gesamtzahl von 141 Raubvögeln umfaßt für unsere Frage „Auslese an Wüsten vögeln“ überwiegend solche Arten, die als Vogeljäger kaum eine Rolle spielen (Turmfalke, Wüstenbussard). Diese Raubvögel sind aber gewiß wesentlich als Feinde von Eidechsen und Kleinsäugern und sind deshalb hier mit verzeichnet.

In unserem Zusammenhang interessiert vor allem die letzte Spalte, d. h. die Häufigkeit der Lannerfalken in der Sahara, da der Lanner ganz vorwiegend Vogeljäger ist. Hartert (1915) fand bei Magenuntersuchungen Grauummern, Pieper, Schafstelzen; Baron Geyr am Horst Überbleibsel vom Wiedehopf; Jany hauptsächlich Wiedehopfe, Schafstelzen, Wachteln und Turteltauben; ich selbst beobachtete einen Lanner mit einer Blauracke, Kollmannsperger im Ennedi einen mit einer Schafstelze. Nach Heim de Balsac (1924) jagt er gern Steppenhühner (*Pterocles*). Hoesch sah den Lanner in Südwestafrika mit Vorliebe Blutschnabelweber im Fluge fangen. Von Meinertzhagen und Jany wird berichtet, daß der Lanner in der Sahara auch gern Fledermäuse jagt und dann bis in die einbrechende Nacht aktiv ist (Jany). Er ist also vorwiegend Flugjäger und wartet deshalb oft, wie Meinertzhagen (1959) berichtet, darauf, daß Vögel von Menschen aufgeschreckt werden, damit er sie im Fluge schlagen kann. Geyr beobachtete aber, daß Wüstenlannerfalken Kleinvögel gelegentlich vom Boden aufnehmen, nachdem sich diese zur Erde geworfen hatten. Auch Hartert sah, wie nordafrikanische Lanner auf der Beizjagd Hasen griffen. Im Notfall nimmt der Lanner auch mit Heuschrecken vorlieb, und v. Erlanger (1898) hält Wanderheuschrecken sogar für eine von ihm durchaus geschätzte Nahrung.

Von besonderem Interesse ist Heim de Balsacs Mitteilung (1954), daß die Lanner der Westsahara, und zwar in der öden Kieswüste des Zemour, sich ausschließlich von Reptilien der Gattung *Uromastix* (Dornschwanz) ernähren. Die Lanner haben — nach Heim de Balsac — eine Technik entwickelt, die es ihnen ermöglicht, die Echsen im abgebremsten Flug vom Boden aufzunehmen. Sie hätten sich, angelockt durch die massenhaft vorhandene und gut sichtbare Beute, in großer Zahl in dieser trostlosen Wüste eingestellt, wo sie auch brüteten (Gelege Anfang März). Dagegen seien sie im Tiris (ohne *Uromastix*-Angebot) selten und nur in „densité saharienne“ vertreten.

Die letzte Spalte unserer Tabelle verzeichnet 8 Lannerfalken auf 4382 „Beutevögel“ bzw. auf eine Strecke von rund 1800 km. Wollte man hieraus ableiten, daß auf einer Wüstenstrecke von 225 km 1 Lanner und rund 550 „Beutevögel“ anzutreffen sind, so wäre dies irreführend, da eine so gleichmäßige Verteilung der Vögel in der Sahara nicht besteht; dazu ist selbst die „eintönige“ Wüste viel zu verschiedenartig. Wir finden in der Sahara eine ausgesprochene schwerpunktartige Verbreitung, die bei den beweglichen Vögeln auch sicherlich jahrweise entsprechend den Ernährungsbedingungen wechseln kann. In der Tabelle sind z. B. die Tage vom 26. 12. 1953 bis 20. 1. 1954 solche, an denen sehr viele Vögel beobachtet wurden. Das liegt in erster Linie am Beobachtungsort, dem Hoggar-Gebirge, das mit seinen Höhen bis 3000 m etwas mehr Regen erhält als die Vollwüste und deshalb auch mehr Pflanzenwuchs und Tierleben aufweist.

Schwerpunktbildung heißt auf jeden Fall das Gesetz, unter dem der Lanner³⁾ sich in der Sahara behaupten kann, weil er im Frühjahr und Herbst (ausschließlich ?) von eurasiatischen Zugvögeln lebt, denen er an bevorzugten Plätzen auflauert. Er braucht bei dieser Jagd einen Auslug, meist einen Felsen, von dem aus er eine Beute erspäht und im Jagdflug angreift. Dieser Auslug dient wohl auch als Rupfplatz.

Im Tanezrouft (Land des Durstes) ist die Zahl endemischer Wüstenvögel sehr klein. Bei Bidon V (einem französischen Posten mitten im Tanezrouft) sah ich am 27. 12. 1958 im weiten Umkreis überhaupt keinen Vogel, fand aber eine Turteltaubenrupfung und erfuhr dann von dem allein hier hausenden Franzosen, daß im Oktober und auch noch November viele Kleinvögel (z. B. Bachstelzen) durchgezogen seien, auf welche viele Raubvögel Jagd gemacht hatten, von denen er etliche von seinem Funkturm aus geschossen habe. Tatsächlich fand ich sie alle auf einem Fleck, von Käferfraß befallen und von der Sonne ausgedörnt — 11 *Falco biarmicus erlangeri*!!⁴⁾ Offenbar hatten die Lanner den Funkturm als Auslug angesteuert und waren so eine leichte Beute des Schützen geworden. Es ist klar, daß 11 Lanner niemals in den Zeiten zwischen dem Vogelzug an einem Fleck der Sahara ihr Auskommen finden können. Sie müssen sich dann über weite Strecken verteilen und solche Plätze aufsuchen, wo genügend endemische Wüstenvögel leben, oder an die Grenzen der Sahara fliegen und im Steppengebiet der Übergangszone jagen.

Wie beim Eleonorenfalken ist auch bei *Falco biarmicus erlangeri* die Brutzeit auf die Zugzeit eurasiatischer Kleinvögel abgestimmt, nur füttert der Eleonorenfalk seine Brut mit den ersten Herbstzüglern, der Wüstenlanner mit den letzten Heimkehrern im April/Mai. Baron Geyr (1918) fand Dunenjunge des Lanner am 20. April in der Nordsahara, Moreau (1934) berichtet von 11 Falkenpaaren in der libyschen Vollwüste, von denen 4 *F. concolor* und 7 *F. biarmicus* und *peregrinus pelegrinoides* angehörten. Sie hausten auf Felspyramiden, deren Fuß mit den Überbleibseln von Vögeln übersät war. Am 15. April 1955 fand Jany (Manuskript) in der völlig sterilen Kieswüste am Nordrand des Serir Tibesti zwei 14 km voneinander entfernte Horste des Lanner mit 2 Dunenjungen bzw. 1 schlupfreifen Ei⁵⁾. Nach Abklingen der Zugzeit müssen die jungen Falken flügge sein, um neue Nahrungsgründe aufsuchen zu können. Im Serir Tibesti gilt dies nach Jany für alle Lanner, da es im Sommer dort viel zu wenig Beute gäbe. „Ob die Falken die mageren Monate zwischen den Zugzeiten

³⁾ Auch die in Zemour lebende Population, die sich auf *Uromastix* spezialisiert hat (s. o.).

⁴⁾ 11 Lanner würden bei einer Tagesration von 4 Kleinvögeln je Falke und einer Aktivität im Tanezrouft von 2 Monaten nicht weniger als 2640 durchziehende Kleinvögel ausgelesen haben.

⁵⁾ In Tunesien liegt die Brutzeit ähnlich, keineswegs später. v. Erlanger fand Gelege am 20. und 30. März, 8. und 13. April, sowie am 8. April etwa 10 Tage alte Junge. In der Cyrenaica verließen nach Stanford (1954) die noch nicht flugfähigen Jungvögel am 14. Mai das Nest.

(Juni bis wenigstens August) schon in den auch von Standvögeln belebten Tälern des Fezzan verbringen oder ob sie noch weiter streichen, wissen wir nicht" (Jany).

Rassenbildung: Da der Lanner auch in den Atlasländern bis zum Mittelmeer und im Sahel südlich der Sahara brütet, ist aus Beobachtungen allerdings schwer zu ermitteln, ob die in der Sahara horstenden Lanner zwischen den Zugzeiten die Wüste verlassen und in die angrenzenden Zonen einfliegen. Einen Hinweis auf solche Bewegungen liefert dagegen das Studium der geographischen Variabilität des Lanner im ganzen nordafrikanischen Raum: Südlich der Sahara lebt die *erlangeri* recht ähnliche Rasse *F. b. abyssinicus* (wie es ein Brutvogel aus dem Ennedigebirge des Museums Koenig beweist). Die ganze Sahara aber einschließlich Nordafrikas bis zum Mittelmeer bewohnt *F. b. erlangeri*, denn ich kann die mir vorliegenden Brutvögel aus der Sahara (leg. Geyr, Jany, Niethammer) nicht von denen des feuchteren mediterranen Nordafrika trennen. Mein Vergleich bestätigt also Harterts Angaben für *erlangeri* (südliche Atlasländer, aber auch bis zur Küste), Heim de Balsac («les specimens du désert ne diffèrent pas de ceux de Berbérie») und Meinertzhagens Verbreitungskarte (1954), die *erlangeri* von Südspanien bis zum Südrand der Sahara vorkommen läßt. Freilich ist das von mir bei Tamarrasset gesammelte ♂ das hellste mir vorliegende Stück, so daß ich es 1955 für möglich hielt, daß es eine in der zentralen Sahara hausende noch unbeschriebene Wüstenrasse repräsentiere. Nachdem ich das von Jany in der libyschen Wüste gesammelte ♂ und die 11 bei Bidon V im Tanezrouft geschossenen Lanner sah, bin ich aber anderer Meinung, da die letzteren eine erhebliche Variation von helleren und dunkleren Stücken zeigten und das ersterwähnte ♂ typischen *erlangeri* ganz ähnlich war. Eine beachtliche Variabilität ohne erkennbare geographische Beziehung ist an größeren Serien offensichtlich und geht auch aus Angaben im Schrifttum hervor: In den Kufra-Oasen soll nach Moltoni (1932) ein ♀ von *F. b. tanypterus* und später (1934) ein zu *erlangeri* gehöriges Stück gesammelt worden sein. In der Oase Siwa wurde *tanypterus* erbeutet; in Unterägypten brütet nach Koenig (1907) *erlangeri* (die mir vorliegenden Bälge gleichen tatsächlich dem Typus von *erlangeri* aus Tunesien), nach Meinertzhagen *tanypterus*.

Das Fehlen einer auf die Sahara beschränkten Wüstenrasse des Lannerfalken ist sehr auffallend. Nicht nur Bodenvögel, wie die Lerchen, sondern auch z. B. Steinkauz und Uhu sind in der Sahara durch ausgeprägte Farbrassen charakterisiert. Allein der Lanner macht eine Ausnahme. Dies weist auf die mangelnde Isolierung seiner Sahara-Population hin, d. h. auf eine (unvollkommene) Panmixie aller Lanner im nordafrikanischen Raum, bewirkt durch weites Umherstreifen (auf der Suche nach neuen Nahrungsrevieren). Eine solche Deutung hat viel für sich, wenn man nicht unterstellen will, daß der Lanner erst in jüngster Zeit die Sahara besiedelt hat.

Für eine solche Annahme spricht aber nichts, im Gegenteil, die Sahara ist in den letzten Jahrtausenden viel trockener geworden, hat an Ausdehnung bis in die jüngste Zeit hinein ständig zugenommen und bietet sicherlich auch dem Lanner heute keine besseren Lebensbedingungen als vordem.

Die auffallende individuelle Variabilität⁶⁾ von *Falco biarmicus erlangeri* mag darin begründet sein, daß die unter sehr verschiedenen Umweltsbedingungen hausenden Paare und Kleinst-Populationen des Lanner nicht so seßhaft sind wie andere Vogelarten, sondern gleich manchen anderen Wüstentieren mit sehr ungleichmäßig fließenden Nahrungsquellen (Antilopen!) zu weiten Wanderungen und Umsiedlungen genötigt sind.

Das Nahrungsangebot an Wüstenlerchen. Daß die blanke Wüste in den Sommermonaten dennoch nicht völlig von Lannerfalken geräumt wird, geht schon aus Baron Geysrs Beobachtungen hervor, der noch am 24., 25. und 31. Mai sowie am 9. Juni Lannerfalken in der Sahara sah. Im Juli/August sind meines Wissens niemals Ornithologen in der eigentlichen Sahara gewesen, so daß Beobachtungen aus dieser Zeit gänzlich fehlen.

Der Schwerpunktbildung der Lanner in den Zugpausen folgt jedenfalls eine Phase der Verteilung (Verringerung des Bestandes) der Falken über weite Gebiete. Trotz dieser Verringerung der Raubvögel ist es so gut wie sicher, daß die endemischen Wüstenvögel in der sommerlichen Zugpause mehr Tribut zahlen müssen als während der Zugzeiten, wo die Zugvögel als Schutzschirm⁷⁾ wirken. Dazu kommt, daß der Bestand der Wüstenvögel im Sommer, weil nach der Brutzeit, am höchsten ist. Er bietet also jetzt auch am ehesten Ersatz für den Ausfall an europäischen Wanderern.

Dieser „Ersatz“ ist natürlich von der Zahl der in den Monaten Februar bis Mai (Brutzeit in der Sahara) neu hinzugekommenen Jungvögel abhängig. Über die Fortpflanzungsrate der Sahara-Lerchen haben wir jedoch kaum einen Anhalt, weil wir noch nicht einmal die Zahl der jährlichen Bruten kennen. Sie mag 1 oder 2 sein, vielleicht auch nach der Gunst des

⁶⁾ Es sei nicht verschwiegen, daß es sich auch um eine scheinbare bzw. geographische Variabilität handeln kann, die dadurch als individuelle Variabilität vorgetäuscht ist, daß die Lanner außerhalb der Brutzeit weit umherstreifen und dann im Gebiet einer anderen Population und Rasse erscheinen können. So ist es denkbar, daß die 11 im Oktober und November im Tanezrouft geschossenen Lanner (s.o.) z. T. aus den Atlasländern den europäischen Zugvögeln bis in die zentrale Sahara gefolgt sind. Es dürften also, um die Variabilität eindeutig beurteilen zu können, nur sichere Brutvögel untersucht werden. Die Brutvögel aus der Sahara, die ich gesehen habe (insgesamt 3) waren aber recht unterschiedlich gefärbt, deuten also auf individuelle Variabilität hin.

⁷⁾ Daß das Wort „Schutzschirm“ berechtigt ist, darf man aus Pophams Untersuchungen (1942) an Rotaugen und Wasserzikaden schließen. Es zeigte sich, daß immer dann, wenn 2 verschiedene Sorten von Beutetieren, wie es bei Pophams Wasserzikaden der Fall war, in verschiedener Anzahl vorhanden sind, diejenige Sorte, die in der Überzahl ist, auch relativ schneller gezehnet wird.

Jahres und Ortes in weiteren Grenzen schwanken. Die Eizahl ist uns besser bekannt. Ein roher Vergleich zeigt, daß die Lerchen der Sahara weniger Eier im Gelege haben als Lerchen aus Steppen nördlicher Länder.

Name	Wüste ⁸⁾		Steppe
	Arabien (Meinertzhagen 1954)	Sahara (Koenig Nido-Ool. Kat.)	Nördliche Länder
<i>Eremophila alpestris</i>	meist 2	2-3 (5mal 2, 2mal 3)	3-5
<i>Galerida cristata</i>	3-4	2-3 (1mal 4)	3-5 (2 Bruten)
<i>Melanocorypha calandra</i>	meist 4	auch 5	4-5
<i>Calandrella brachydactyla</i>	meist 3	auch 4	3-5, meist 4
<i>Ammomanes deserti</i>	2-4, meist 3	3-4 (6mal 3, 2mal 4)	—
<i>Ammomanes cinctura</i>	2-3	einmal 5	—
<i>Alaemon alaudipes</i>	2-3	3-4 (5mal 3, 2mal 4)	—
<i>Chersomanes duponti</i>	—	3 (9mal)	—
<i>Ramphocorys</i>	—	2-3	—
<i>Eremopteryx nigriceps</i>	2-3	—	—
<i>affinis</i>	—	—	—
<i>Mirafra cantillans</i>	meist 3	—	(2-)3-5(-6) [2 Bruten]
<i>Lullula arborea</i>	—	—	3-5(-6) [2 Bruten]
<i>Alauda arvensis</i>	—	—	—

Tabelle 2: Die Zahl der Eier bei Lerchen in und außerhalb der Sahara.

Dies gilt allgemein wie auch innerhalb eines Rassenkreises (s. Tabelle 2). Hieraus ist aber durchaus nicht ohne weiteres abzuleiten, daß eine geringe Eizahl ein Charakteristikum für Wüstenvögel sei. Vielmehr mag in unserem Falle die von Lack (1947) besprochene und belegte Regel zum Ausdruck kommen, daß das Gelege bei vielen Passeres von den Tropen zu den Polen größer wird ⁹⁾. Welche Faktoren an der polwärts wachsenden Mortalität den Ausschlag geben, ist ungeklärt.

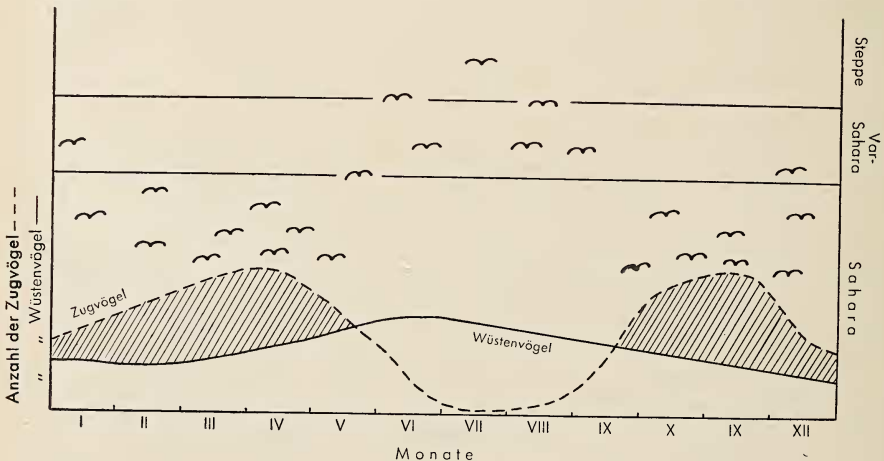
Über die Menge der vom Lanner pro Jahr oder Tag vertilgten Vögel gibt es keine Unterlagen aus der Sahara. Der etwa gleichgroße Wanderfalke braucht aber als Erhaltungsmenge 150—200 g Fleisch, d. h. etwa 4 Kleinvögel von Lerchengröße (Frank mdl.). Der kleine Merlin als Feldlerchenjäger frißt 2 Lerchen pro Tag (v. Vietinghoff mdl.). Man kann also schätzen, daß ein Lanner im Jahr 1460 Vögel von Lerchengröße bzw. 300 von der Größe eines Steppenhuhnes vertilgt.

⁸⁾ Von den beiden für die Namib typischen Lerchen *Tephrocorys cinerea* und *Ammomanes grayi* wurde bisher nur das Nest der letzteren gefunden, das in einem Falle 2 Eier enthielt.

⁹⁾ Lack hat dies mit der von S nach N zunehmenden Tageslänge erklärt, die eine längere Fütterung und damit Aufzucht einer größeren Brut erlaube. Nach Curios Untersuchungen am Trauerschnäpper ist dies aber wenig wahrscheinlich, da in N und S trotz unterschiedlicher Jungenzahl mit gleicher Intensität gefüttert wird.

Obwohl der Lanner fast ausschließlich Zugvögel jagt, ist es keineswegs sicher, daß der Prozentsatz an erbeuteten Zugvögeln größer ist als der Prozentsatz erbeuteter Wüstenvögel. Mit anderen Worten: der Selektionsdruck, der von den Falken in den Sommermonaten auf Wüstenvögel ausgeübt wird, mag höher sein als der auf Durchzügler ausgeübte Selektionsdruck.

Eine Frage, die hier nur berührt sei, ist die nach der durch die Lanner bewirkten Auslese der Zugvögel. Nach Rudebecks Beobachtungen (1950) in Schweden waren 5 von 23 Beutevögeln des Sperbers in irgendeiner Weise abnorm, wurden also „ausgelesen“. Weitere Beobachtungen (vor allem bei vom Wanderfalken geschlagenen Brieftauben) zitiert Lack (1954). Meinertzhagen (1951) erwähnt den Nachweis, daß Raubvögel abnorm gefärbte Beutevögel, wie Albinos, stets auslesen. Die Lanner üben gewiß eine ständige Auslese der Zugvögel auf ihre Eignung zur Überfliegung der Wüste aus, wobei Schutzfärbung kaum eine Rolle spielt, da sie durch Bewegung (und Zugvögel müssen sich ja bewegen, um möglichst schnell die Sahara hinter sich zu bringen) weitgehend unwirksam wird. Ausgelesen werden natürlich die ermatteten, verhungerten und verdurstenden Zugvögel. Die Abbildung soll das Verhältnis der Lanner-



Darstellung der Auslese, die durch *Falco biarmicus erlangeri* in der Sahara auf Zugvögel und endemische Wüstenvögel ausgeübt wird. Die farbangepaßten Wüstenvögel werden das ganze Jahr über nur mäßig gezehntet: von September bis Mai, weil dann Zugvögel die bequeme Hauptnahrung sind; von Juni bis August, weil dann durch Ortswechsel eine Verringerung der Lannerfalken erfolgt.

falken zu ihrer Vorzugsbeute (Zugvögel) und den Wüstenvögeln im Jahreskreislauf veranschaulichen. Sie ist eine extreme Simplifizierung des verwickelten Tatbestandes, bei dem viele Faktoren zusammenwirken. Die Einbuße der Beutetiere durch Raubvögel wird nicht nur durch beider

zahlenmäßiges Vorkommen, sondern weiterhin beeinflußt von seiten der Raubvögel durch deren Jagdmethode, Speisekarte, Aktivität, individuelle Gewohnheiten, spezifische Jagdgründe, Beutewahl und von seiten der Beutevögel durch deren Dichte (Schwarmbildung), Schutzfarbe, Bewegung, Aktivität, Verhalten (z. B. Balz), Alter, Größe, Kondition (Gesundheit), Schnelligkeit, Reaktionsgeschwindigkeit, Schmackhaftigkeit. Dazu kommen noch Faktoren der Umwelt: Wieweit sind Beutetiere ersetzbar; welchen Einfluß hat jeweils die Deckung, übermäßige Hitze, Wasserlosigkeit usw.?

Der Wanderfalke (*Falco peregrinus pelegrinoides*) in der Sahara

Neben dem Lanner lebt in der Sahara der Wanderfalke. Er ist aber längst nicht so weit verbreitet wie der Lanner, da er offenbar unbedingt auf Felswände (als Horstplatz) angewiesen ist. Mir scheint auch, daß er sich im Ennedi weitgehend auf Felsentauben spezialisiert hat, denen er ständig nachstellt. Ähnliche Beobachtungen machte schon Baron Geyr 1914 im Tassili-Gebirge; er sah ihn aber auch Turteltauben und Steppen- hühner verfolgen und vermutet, daß er sich in der Wüste vornehmlich von Zugvögeln ernährt. Auch ich sah ihn im Ennedi auf Waldwasser- läufer stoßen und eine von mir erlegte Schafstelze greifen.

Ohne Zweifel ist nächst dem Lanner der Wüstenwanderfalke der Hauptfeind für alle einheimischen Saharavögel.

Der Singhabicht (*Melierax musicus*) in der Namib

Wie der Lanner in der Sahara so ist der Singhabicht in der südwest- afrikanischen Namibwüste der verbreitetste endemische Raubvogel, des- sen Beute auch Vögel sind. Man trifft den Singhabicht zahlreich in der Vor-Namib an, aber auch keineswegs selten mitten in der Wüste. So sah ich ihn am 31. 8. 1938 südöstlich Walvis (1 Paar), am 10. 9. 1938 bei Uis, am 22. 9. südlich des Brandberges und am 27. 9. 1938 in einigen Stücken am Rande der Namib westlich Omaruru, später wieder (11. 1. 1939) west- lich der Chuosberge 3—5 Stück. 1 Baumhorst (1 juv.) stand in Kubub in der Vor-Namib. Im Februar 1959 sah ich den Singhabicht sowohl am Sossus- wie am Tsondab-Vley mitten in der Namib.

Die Beute des Singhabichts besteht gewiß nicht so vorwiegend aus Vögeln wie beim Lanner (der auch noch in der Namib vorkommt). Nach- gewiesen sind ihm Mäuse (z. B. Streifenmäuse), Hasen, Frankoline und sogar Trappen (s. o.). Vor allem herrscht in der Namib im Gegensatz zur Sahara kein Vogelzug, der wenigstens periodisch einen reich gedeckten Tisch liefert. So kommt es niemals zu einer solchen Massierung des Sing- habichts wie beim Lanner. Dafür hat der Singhabicht, der nicht wie der Lanner vorwiegend Flugjäger ist, eine breitere Nahrungsbasis; er nimmt offenbar Vögel und Säugetiere gleich gern. Das befähigt ihn, auch in der

Namibwüste sein Auskommen zu finden, und es ist sehr wahrscheinlich, daß ihm hier neben der tagaktiven Streifenmaus die echten Wüstenvögel als regelmäßige Beute dienen.

b) Säugetiere: Die Feinde der Säugetiere sind vornehmlich die Eulen. „Tagraubvögel“ fallen gewiß viel weniger ins Gewicht, obwohl zum mindesten die taglebenden Kleinsäuger in der Sahara von den zahlreichen Wüstenbussarden bedroht sein müßten. Im Kropf eines von mir im Hoggar-Gebirge erlegten Adlerbussards fand ich nur eine offenbar frisch gefangene Wechselkröte. Erlanger stellte bei Wüstenbussarden aber Mäuse, Eidechsen und Wanderheuschrecken fest. Als Feinde der Mäuse kommen sonst wohl vor allem Schlangen in Frage.

Unter den Eulen ist in der zentralen Sahara zweifellos der Pharaonenuhu am häufigsten. Ich persönlich stellte ihn dreimal im Hoggar-Gebirge fest. Hinzu gesellt sich hier die Schleiereule, deren Vorkommen in der zentralen Sahara nicht bekannt war. Wir sahen aber in einer Mondnacht 2 dieser Eulen im Hoggar-Gebirge, die auf imitiertes Vogelangstschreien Freund Laenen und mich umflogen. Ich beobachtete sie ferner häufig im Ennedi und erbeutete eine weit nördlich Agades in der Vor-Sahara.

Diese beiden genannten Eulenarten sind gewiß viel häufiger als es nach meinen Mitteilungen den Anschein hat, da sie in der Wüste nicht so leicht zu finden sind. Zahlenangaben sind meist nicht möglich.

In der Namib traf ich eine Eule, *Tyto punctata*, in der reinen Sandwüste bei Walvis an, wo sie vor mir vom Boden aufflog. Eine andere Eule, *Asio capensis*, wurde mir in Swakopmund gezeigt. Im Brandberg erbeutete ich eine *Otus leucotis*, und in der Vor-Namib sah ich am 30. 12. 1938 eine knapp uhugroße Eule (spec. ?). Zwei *Bubo africanus* traf ich im Februar 1959 im Sossus-Vley mitten in der Namib. Sie saßen hier bei Tage in ein paar alten Giraffenakazien. Mein aufschlußreichster Fund war aber der Ruheplatz einer Schleiereule mitten in der Namib bzw. eine Sammlung ihrer Gewölle (Februar 1959). Sie enthielten, wie bereits erwähnt, über 300 Schädel von Wüstenmäusen der Gattung *Gerbillus* und *Desmodillus*, ferner über 100 Schädel des Goldmulls *Eremitalpa*, eine Gattung, die bisher noch nicht aus SW-Afrika nachgewiesen war. Dieser Goldmull soll niemals an die Oberfläche kommen, sondern dicht unter der Oberfläche im losen Sand wühlen. Wie er zu einer solchen Massenbeute der Schleiereule werden konnte, ist ungeklärt. Für unser Problem (Bedeutung der Auslese durch Feinde für die Farbanpassung) ist er überdies belanglos; aber der hohe Anteil dieses nie festgestellten Wüstensäugers als Beutetier zeigt deutlich, wie schwierig und relativ selten es ist, den Beutefang in der Wüste unmittelbar zu beobachten und richtig zu bewerten. Denn nur dem Umstand, daß die Eulen die Knochen der Wirbeltiere unverdaut in Gewölle hinterlassen, ist unsere genaue Kenntnis der Speisekarte dieser Schleiereule zu verdanken.

Diskussion

Wir waren davon ausgegangen, daß Wüstenfarbigkeit in vielen Fällen lediglich eine physiologisch bedingte Umgebungstracht ist, daß sie aber in anderen Fällen eine wirkliche Schutzfarbe, und zwar gegen Feinde, sein kann. Das Verhalten solcher schutzgefärbten Tiere, die sich nachweislich an die ihnen adäquat gefärbte Umgebung klammern, deutet darauf hin, daß diese Tiere einen Vorteil von dieser Farbübereinstimmung haben müssen, der ihnen gegenüber potentiellen Feinden zugute kommt.

Zunächst seien die Tatsachen zusammengestellt und besprochen, die eine Feindauslese auf den ersten Blick unwahrscheinlich machen.

Die häufigsten Einwände gegen eine Auslese durch Feinde:

1. **Tiere ohne Feinde.** Es gibt genügend große Tiere, die offensichtlich keine Feinde haben und dennoch irgendwie wüstenfarbig sind, Beispiel: *Bubo bubo ascalaphus* und *Falco peregrinus pelegrioides* in der Sahara; oder aber kleine Vögel, wie *Riparia obsoleta arabica*, die den ganzen Tag in der Luft in Bewegung sind, bei denen die Wüstenfärbung also kaum als Schutztracht erklärt werden kann.

Tiere dieser Kategorien haben aber keine Lokalformen, die jeweils genau dem Kolorit des Bodens gleichen, auf oder über dem sie leben. Es handelt sich bei ihnen also um Umgebungs-, nicht um Schutztrachten gegen Feinde.

2. **Nachttiere.** Wüstenfarbig sind auch nächtlich lebende Tiere, z. B. Wüstenmäuse.

Die Annahme, daß nachts in der Wüste ein Sichtschutz nicht notwendig sei, stimmt natürlich nicht, wie jeder ahnt, der eine Mondnacht in der Wüste erlebt hat. Eulen sehen überdies viel besser als der Mensch, der nach Dice (1945) 10- bis 100mal so viel Licht braucht, um noch sehen zu können, wie *Strix varia*, *Asio wilsonianus* und *Tyto alba*, wogegen die tagaktive Kanincheneule (*Speotyto cunicularia*) nicht so lichtempfindlich ist wie die 3 oben genannten vorwiegend nächtlich lebenden Eulen.

Weitere Experimente von Dice (1947) bewiesen, daß farbangepaßte Hirschmäuse (*Peromyscus*), die nur nachts aktiv sind, sogar an der untersten Helligkeitsschwelle, an der Eulen (*Tyto alba* und *Asio wilsonianus*) überhaupt sehen können, einen deutlichen Selektionsvorteil (Index 0,24 bis 0,29, wobei 0 keinen Selektionsvorteil und 1 den höchsten bedeutet) gegenüber kontrastgefärbten hatten. Dice schloß zu Recht aus seinen Versuchen, daß "natural selection can theoretically produce very rapid evolution whenever a genetically variable population is exposed to its action".

3. **Ausnahmen.** Nicht selten leben in Wüsten schwarze Tiere, die gerade unter den Vögeln relativ häufig sind: Steinschmätzer (*Oenanthe*), Wüstenraben (*Corvus ruficollis*) u. a. Auch tragen manche Wüstenvögel

schwarze Abzeichen: die Lerchen *Eremophila* und *Eremopteryx*, die Trappe *Eupodotis rüppellii* und *Eu. vigorsii*. Dies Schwarz ist auffallend und wirkt also einem Sichtschutz entgegen. Wahrscheinlich hat es sich als konservatives Gruppenmerkmal (bei *Oenanthe* und *Corvus!*) besonders zäh erhalten.

Meinertzhagen (1954) weist darauf hin, daß die schwarzen und schwarz-weißen Vögel in der Wüste während der größten Hitze durchweg den Schatten von Felsen oder Büschen aufsuchen. Die schwarz-weiß-grauen Gimpellerchen stellen sich mit Vorliebe unter Grasbüschel, wo sie im Schattenmuster verschwinden. Solche Verhaltensweisen mögen die in der freien Wüste auffällige schwarze Zeichnung z. T. kompensieren.

Cott hat nachgewiesen, daß die schwarz-weißen Steinschmätzer schlecht schmecken und deshalb als Beute nicht begehrt sind. Dasselbe gilt nach Meinertzhagen für die schwarzbäuchige Trappe *Airotis atra*.

Buxton u. a. sprechen dem schwarzen Pigment eine Schutzfunktion gegen Sonneneinstrahlung zu.

Man sieht, daß es noch keineswegs klar ist, warum in der freien Wüste auch schwarze Tiere vorkommen. Ihre Existenz beweist nur, daß nicht jedes Tier in der Wüste sich in seiner Färbung dem Untergrund angleichen muß, sie beweist aber nicht, daß eine Auslese durch Feinde bei ihnen und anderen Tieren unwirksam war und ist.

4. Bewegung. Die beste Schutzfärbung taugt wenig, wenn sie nicht mit einem entsprechenden Schutzverhalten gekoppelt ist. Im Beispiel: Eine für uns so gut wie unsichtbare, bewegungslos verharrende Steinlerche wird sichtbar, wenn sie läuft, und gut sichtbar, wenn sie auffliegt.

Die Tatsache, daß eine Lerche sich auch mal bewegt, daß sie läuft und fliegt und dann anfällig gegen Feinde ist, besagt kaum etwas gegen eine auf Schutzfärbung gerichtete Selektion durch Feinde. Daß sie aber selten fliegt, daß sie im Anblick von Feinden „erstarrt“ und bewegungslos auf „ihrem“ adäquaten Boden verharrt, wobei die Fluchtdistanz ganz gering wird, das spricht doch für eine Wirksamkeit der Schutztracht, auf die sich das Tier ja verläßt. Zum vollen Verständnis der Farbanpassung gehört, daß wir die Verhaltensweisen würdigen und in Rechnung stellen, die eine kryptische Färbung erst zum Sichtschutz werden lassen. Die Evolution hat sich ja keineswegs darauf beschränkt, das Kleid des Wüstentieres dem Lokalkolorit seiner Umgebung anzugleichen, sondern sie ist ein komplexer Vorgang, bei dem morphologische und verhaltenskundliche Charaktere des Tieres aufeinander abgestimmt und einer Situation angepaßt werden, nämlich auf dem Boden von bestimmter Färbung ohne jede Dekkung leben zu können, ohne gefressen zu werden.

Im übrigen fand ich, daß auch eine fliegende schutzgefärbte Wüstenlerche mit wachsender Entfernung auffallend rasch dem Auge entschwindet. Meinertzhagen (1954, p. 23) machte dieselbe Erfahrung: „Desert birds

if they keep still are extremely difficult to see, and even in flight such birds as the bar-tailed *Ammomanes* and the desert horned lark are not easy to pick up in bright sun."

5. Fehlen der speziellen Feinde. Das angebliche Fehlen von Feinden, die noch heute eine Selektion auf Wüstentiere ausüben, wurde oben eingehend behandelt. Kleinsäuger werden hauptsächlich von Eulen ausgelesen, die nach Experimenten nachts noch bei ganz schwachem Licht auf Sicht jagen und nach Beobachtungen in der Namib von kleinen Wüstensäugern leben.

Nach Untersuchungen von Meyknecht (1941) verfügt der Steinkauz abgesehen von seiner „außerordentlichen Empfindlichkeit für Graustufen“ über ein gutes Farbsehen. Ob die Eulen auch des Nachts farbig sehen, ist nach freundlicher Auskunft von Dr. Schwartzkopff nicht bekannt. Aber wahrscheinlich verbessert das Farbsehen die Sehschärfe der Eulen und fördert noch ihre Fähigkeit, schutzgefärbte Kleinsäuger zu jagen und hierbei jene Beute zu erkennen, die sich nur im geringsten vom Untergrund abhebt.

Für Bodenvögel der Sahara spielt nach meinen und den Beobachtungen anderer *Falco biarmicus erlangeri* als Vogeljäger durchaus die Rolle eines ständigen potentiellen Feindes, der allerdings in der Regel die ihm viel leichter zugänglichen nordischen Durchzügler vorzieht und sogar ganz zum Reptilienjäger werden kann. Es ist kein Zweifel, daß es ihm gerade die Zugvögel ermöglichen, die Sahara in relativ großer Zahl zu bewohnen. Sie lenken also nicht nur den Lanner von den weniger auffallenden Standvögeln ab, sondern sorgen auch für die Anwesenheit einer viel größeren Zahl dieser Falken, so daß sie den Wüstenvögeln vielleicht letztlich mehr schaden als nützen.

Erklärungen für das Zustandekommen der Wüstenfarbigkeit:

1. Verschmutzung. Die Vorliebe der Lerchen für Staubbäder ließ vermuten, daß hierbei das Gefieder mehr oder weniger mit Staub imprägniert und dadurch die Farbe dem Boden angeglichen wird. Neue Untersuchungen von Völker an südwestafrikanischen Lerchen haben indes erwiesen, daß der Einfluß dieser Staubbäder auf die Färbung des Gefieders ganz belanglos ist.

2. Klima. Ohne Zweifel ist das Klima für die Umgebungstracht, aber nicht für die jeweilige genaue Farbanpassung, die wir Schutztracht nennen, verantwortlich (s. o. S. 179). Wo die Umgebungstracht endet und die Schutztracht beginnt, ist im einzelnen nicht geklärt, sondern nur wahrscheinlich, daß beide miteinander verquickt sind, daß Klima und Feindauslese oft zusammenwirken, indem sie sich verstärken oder abschwächen.

Meinertzhagen (1954, p. 29) macht allein das Klima für die Evolution der Schutztracht verantwortlich: "I do not deny that desert colour has a protective and survival value, but I believe it has been evolved as a

protection against desert climate and not against predators." Dieser Auffassung steht zunächst die Entwicklung verschiedener Farbbrassen unter ganz gleichen klimatischen Bedingungen entgegen (s. o. S. 179 f.). Ferner: Eine Gefiederfärbung, die gegen Feinde Überlebenswert hat, kann nicht (nur) durch klimatische Selektion zustandegekommen sein, es sei denn, die Feinde seien erst später in den Wohnraum ihrer Beutetiere gewandert, als diese sich durch ein vollendetes Schutzkleid (und -verhalten) schon auf diese vorbereitet hatten, was anzunehmen absurd ist.

3. Feinde (s. u.)

4. Andere Hypothesen über das Zustandekommen der Farbübereinstimmung von Tier und Untergrund in Wüsten entbehren bisher aller Grundlagen. [So glaubt z. B. Hoesch (1956) an einen Anpassungstrieb, der sich „auch im Keimplasma bei der Festlegung der Körperfarbe auswirkt“. D. h. das Tier beeinflusst aktiv sein Erbgut, und das sei denkbar auf Grund einer (von Hoesch angenommenen) Plastizität des Keimplasmas.]

Schluß

Einer der häufigsten Saharavögel ist die Steinlerche *Ammomanes deserti*, die zugleich am getreuesten die Färbung jener Steine und Felsen „nachahmt“, auf denen sie sich aufzuhalten pflegt, seien sie nun dunkel schieferfarben, gelblich sandfarben oder anders gefärbt. Wenn Steinlerchen vom Lanner geschlagen werden, dann gewiß zuerst solche, die entweder sich entgegen ihren Gewohnheiten auf „fremden“ Untergrund begeben oder sich auffallend bewegen oder solche, die abweichend gefärbt und deshalb besser zu sehen sind. Eine solche Auslese (s. o. Meinerzhagens Versuch) erfolgt fraglos immer dann, wenn eine *Ammomanes deserti* im Verhalten oder in der Färbung nicht ganz in ihre Population paßt, d. h., wenn abweichende Mutanten auftreten. Diese normalisierende Selektion (die eine Population in konstanter Umwelt uniform hält), muß auch heute auf die Wüstenvögel (beispielsweise der Sahara und Namib) einwirken, denn mehr als in anderen Wüsten der Erde finden sich gerade in diesen beiden Wüsten zahlreiche Beispiele einer vollendeten umgebungstreuem Schutztracht.

Ich glaube keineswegs, den Beweis für die ausschlaggebende Rolle der Feindauslese bei Wüstentieren erbracht zu haben. Es lag mir zunächst nur an der Prüfung der Frage, ob es überhaupt (genügend) potentielle Feinde der extrem schutzgefärbten Wüstentiere gibt. Dies trifft meines Erachtens für Säugetiere und Vögel der Sahara und Namib durchaus zu. Alle Indizien scheinen mir darauf hinzudeuten, daß in der Sahara an erster Stelle *Falco biarmicus*, in der Namib *Melierax musicus* die Rolle des potentiellen Feindes spielen, der eine Selektion mit (heute) vorwiegend konservativer Wirkung auf endemische Wüstenvögel ausübt.

Schrifttum

- Benson, S. B. (1933): Concealing coloration among some desert rodents of the southwestern United States. Univ. Calif. Pub. Zool., vol. 40, p. 1.
- Cott, H. B. (1957): Adaptive Coloration in Animals. Methuen & Co. London.
- Dice, L. R. (1945): Minimum intensities of illumination under which owls can find dead prey by sight. American Naturalist 79, p. 383.
- (1947): Effectiveness of selection by owls of deer-mice which contrast in color with their background. Contr. Vert. Biol. Univ. Michigan, Ann. Arbor, No. 34.
- Dice, L. R. & Blossom, Ph. M. (1937): Studies of mammalian ecology in southwestern North America with special attention to the colors of desert mammals. Pub. Carnegie Inst. Washington No. 485.
- Erlanger, C. v. (1898): Beiträge zur Avifauna Tunesiens. J. Orn. 46, p. 377 ff.
- Geyr, Baron H. (1918): Ins Land der Tuareg. J. Orn. 66, p. 121.
- Hartert, E. (1915): In Algeria, 1914. Nov. Zool. 22, p. 61.
- Heim de Balsac, H. (1924): Contributions à l'Ornithologie dans le Sahara Septentrional en Algérie et en Tunisie.
- (1936): Biogéographie des Mammifères et des Oiseaux de l'Afrique du Nord. Paris.
- und T. H. (1954): De l'Oued Sous au Fleuve Sénégal oiseaux reproducteurs. Alauda XXII, p. 186-188.
- Hoesch, W. (1956): Das Problem der Farbübereinstimmung von Körperfarbe und Untergrund. Bonn. Zool. Beitr. 7, p. 59.
- Jany, E. (1959): An Brutplätzen des Lannerfalken (*Falco biarmicus erlangeri*) in einer Kieswüste der inneren Sahara (Nordrand des Serir Tibesti) zur Zeit des Frühjahrszuges. Proc. XII. Internat. Congr. Helsinki 1958 (im Druck).
- Lack, D. (1957): The Significance of Clutch-size. Ibis 89, p. 302.
- (1954): The Natural Regulation of Animal Numbers. Oxford.
- McAtee, W. L. (1934): Review of Seth B. Benson: Concealing Coloration among some desert rodents of the southwestern United States. Privately printed.
- Meinertzhagen, R. (1951): Desert Coloration. Proc. XI. Internat. Orn. Congr. Uppsala 1950, p. 155.
- (1954): Desert Coloration, in: Birds of Arabia, p. 8.
- (1959): Pirates and Predators. Oliver & Boyd, London.
- Meyknecht, J. (1941): Farbensehen und Helligkeitsunterscheidung beim Steinkauz (*Athene noctua vidalii* A. E. Brehm). Ardea, Jg. 30, p. 129.
- Moltoni, E. (1932): Elenco degli uccelli riportati dalla „Misione Desio nel Deserto Libico“. Rend. R. Accad. Naz. Lincei (Roma) 15, ser. 6a: p. 398.
- (1934): Uccelli riportati dal Prof. Guiseppe Scortecci dal Fezzan (Misione R. Soc. Geogr. 1934). Atti Soc. Ital. Sc. Nat. (Milano) 73, p. 343.
- Moreau, R. E. (1934): A Contribution to the Ornithology of the Libyan Desert. Ibis, p. 595.
- Niethammer, G. (1940): Die Schutzanpassung der Lerchen. J. Orn. 88, Sonderheft, p. 75.
- (1955): Zur Vogelwelt des Ennedi-Gebirges. Bonn. Zool. Beitr. 6, p. 29.
- Popham, E. J. (1942): Further Experimental Studies of the Selective Action of Predators. Proc. Zool. Soc. London, Series A, p. 105.
- Rudebeck, G. (1950): The choice of prey and modes of hunting of predatory birds with special reference to their selective effect. Oikos 2, p. 65; 3, p. 200.
- Stanford, J. K. (1954): Ornithology of Northern Libya. Ibis p. 473 und 606.
- Sumner, F. B. (1925): Some biological problems of our southwestern deserts. Ecology, vol. 6, p. 352.